Acta arachnol., **45** (1): 81-88, September 30, 1996

造網性クモ類における種間，種内競争

宮下　直[1]

Tadashi MIYASHITA[1]: Inter- and intraspecific competition in web-building spiders

Abstract　This paper reviews inter- and intraspecific competition in web-building spiders in the field. Although interspecific competition was thought to be important in spider communities, recent field experiments have revealed that it is infrequent. Intraspecific competition is also not common at the population level. Possible reasons for the absence of competition in spider populations are discussed.

はじめに

自然界に生息する生物において，個体間あるいは種間で競争が普遍的に見られるという「生存競争」（あるいは「生存闘争」）の概念は，広くいきわたった定説のように扱われることが少なくない．高校の生物の教科書や専門書にも，GAUSEの原生動物を用いた種間競争の実験がよく載っている．これは，食物や生息場所などの資源が類似した種は同じ場所に共存できないというもので，「競争排除則」あるいは「ガウゼの法則」などともよばれている．

生態学の分野で競争万能主義が繁栄したのは，1960年から70年代にかけてである．アメリカのR.H. MACARTHURをはじめとする数多くの研究者たちは，生物群集にみられる様々なパターンを種間競争によるニッチの分割によって説明しようと試みた．例えば，同じ場所に生息する動物のあいだで，餌の種類や大きさ，活動時間帯，採食場所などのちがい（ニッチのちがい）を定量的に調べて，そのちがいが種間競争の結果生じたもので共存にとって重要である，と結論するおきまりのパターンが非常に多かった．私はまだ何も分からない学生の頃，こうした論調の教科書や論文をみるたびに，「ちがいがあることが，どうして共存に役だっていると言えるのか？」という素朴な疑問を抱いていた．1980年代になると，競争の重要性を否定する研究が増えはじめ，植食性昆虫などを中心に撹乱や捕食圧のほうがはるかに重要で，競争は大して働いていないという「非平衡説」が台頭してきた．そのため一時期，競争を中心にすえた「平衡説」と「非平衡説」のあいだで激しい論争があった．現在では，捕食者か植食者かによって，また環境の異質性

---

[1] 東京大学大学院農学生命科学研究科野生動物学教室　〒113 東京都文京区弥生1-1-1
Laboratory of Wildlife Biology, School of Agriculture & Life Sciences, University of Tokyo, Tokyo, 113 Japan

1996年6月13日受理

や変動性の程度によって競争の重要な場合もそうでない場合もあり得るという，ごく自然な認識が主流を占めているようである．

HAIRSTON *et al*. (1960) は，「捕食性動物の生活は餌により制限をうけていて，餌をめぐる競争が激しいはずである」と述べている．これは餌が乏しいことと競争が激しいことが，論理的必然のように思われていたからであろう．この論文は具体的なデータにもとづいたものではなく，単なる推論ではあったが，その後の論文に数多く引用されてきた．クモ類も基本的には全て捕食者である．そのせいか，クモの研究者のあいだにも餌や場所をめぐる競争が熾烈で，共食いが頻繁におきていると考えている人は少なくない．最近日本に侵入したゴケグモをめぐって，種間競争についてのさまざまな憶測が流れているのはその現れとみてよいだろう．しかし，この考えはどうやら怪しいことが最近の研究から明らかになっている．この総説では，野外に生息する造網性クモにおいて，種間や種内での競争がどの程度重要なのかについて概説する．

種間競争の間接的「証拠」

他の分類群と同様，クモ類においても一時期，近縁種間で餌や生息場所の違いを明らかにして，それが競争の間接証拠であるとか，共存のために役立っているといった論文が数多く発表された．ここでは，それらのうちで代表的なものを2つ紹介する．

ENDERS (1974) は，アメリカ合衆国の草原に同所的に広く生息し，発育シーズンもほぼ同じである2種のコガネグモ *Argiope aurantia* と *A. trifasciata* の共存のメカニズムを調べた．幼体期には *A. aurantia* のほうが低い場所に造網するが，成体になると造網場所の高さに違いがなくなった．彼はこの観察結果を次のように解釈した．つまり，幼体期には種間競争を避けるために種間で造網場所を違えているが，成体になると競争がおきない程度に密度が低くなるため，その必要がなくなるのだろう，というものである．彼はさらに，ŁUCZAK (1963) が調べたポーランドの潅木林やヒースに住む8種のオニグモ属の生活史をもとにして，「大部分のオニグモ属は，体サイズの違いによって共存している」という結論をくだした．また，ニワオニグモとヨーロッパアカオニグモのように，サイズや出現期が似ている場合には，造網環境（この場合，ヒースか潅木）を変えることで共存していると述べている．

BROWN (1981) は，ENDERSが調べた2種のコガネグモとオニグモの1種 *Araneus trifolium* の3種について，判別分析を用いてそれぞれの種のニッチの違いを分析した．その結果，造網場所の高さと体サイズが3種を分ける重要な変数となっていた．つまり，*Argiope aurantia* は最も低い場所に造網しサイズは大型であるが，*Araneus trifolium* は造網場所が最も高く体が小さいことがわかった．彼はこの結果を種間競争がおきている証拠かもしれないと考えた．

このようにENDERSとBROWNの結果はよく似かよったものであった．しかし彼らの考察には一見微妙であるが重要な違いがみられる．つまり，ENDERSは2種の違いが共存に役立っているとだけ述べており，現在の種間競争の有無については言及していないが，BROWNは現在おきている競争の結果，ニッチが違っているのではないかと述べている．

ENDERSの説を検証するのは非常に難しい．そもそも種間でニッチがどのくらい違えば共存可能なのかを野外で確かめることは困難だからである．何らかの生態的な違いを見つけて，それが共存に役立っていると短絡的に結論づける研究者は今ではほとんどいないはずである．一方，BROWNが示唆した現在での種間競争の存在は，野外実験によって検証可能である．そこで次に，野外で種間競争が重要であるかどうかを直接評価した例を紹介する．

種間競争は本当に存在するか？

HORTON & WISE (1983) は，メリーランドの草原に住む2種のコガネグモ *Argiope aurantia* と *A. trifasciata* を用いて，両種が本当に競争関係にあるかどうかを実験的に確かめた．彼らは次の4種類のオープンな野外実験区 (12m×12m) をクモの密度を操作することによって設けた．1) 2種が自然状態の密度で生息する区，2) 一方の種のみが自然状態の密度で生息し，他の種は除去した区，3) 2種ともに高密度で生息する区，4) 一方の種のみが高密度で生息する区．実験期間中，クモの体長や個体数，捕獲していた餌，造網場所の高さなどのパラメータ (parameter) を記録した．その結果，他種が存在するか否かにかかわらず，いずれのパラメータにおいても違いは見られなかった．例えば，1) と 2) の間で，それぞれの種の造網場所の高さになんら違いが検出されなかったのである．この実験から，ENDERSやBROWNが報告した2種の造網場所の高さの違いは，他種との相互作用によって引き起こされたものではないことが明らかになった．

種間競争の重要性を調べた野外実験は，上記のものを含めてこれまで5例知られている(表1)．これらの実験では，同所的に生息する複数の造網性クモ類を対象にしている．いずれの研究でも，共存する種を除去した場合と除去しなかった場合で，対象種の生活史のパラメータを比較して種間競争の有無を調べている．SPILLER (1984a, b) の報告以外では，いかなるパラメータにおいても他種の影響は検出されていない．もちろん，種間での網の乗っ取りや捕食が単発的に記録されてはいるが，そうした現象は個体群レベルで考えればとるに足らない出来事にすぎないのである．

そうしたなかで，SPILLERの研究例は注目に値する．彼はカリフォルニアの汽水性の沼の周囲の土手にすむゴミグモの1種 *Cyclosa turbinata* とコガネグモ科の1種 *Metepeira grinnelli* の種間関係を調べた．ゴミグモは春と夏に繁殖する年2世代で，成体の体サイズは小型であるが，*Metepeira* は秋に繁殖する年一世代で，成体は前種より大きい．そのため，春にはゴミグモのほうが大きいが，夏から秋にかけては *Metepeira* の方が大きくなり，サイズの大小関係が季節によって逆転する (図1)．両種の共存区とそれぞれの種の除去区を設けて，さまざまなパラメータを比較した．その結果，ゴミグモの除去は *Metepeira* の体長や餌条件，産卵数を増大させ，*Metepeira* の除去はゴミグモの体長や密度，造網場所の高さに影響した．SPILLERは，ゴミグモ除去の効果は餌をめぐる消費型の競争 (exploitative competition) の証拠であり，*Metepeira* 除去の効果は干渉型競争 (interference competition) の現れであると考えている．また，ゴミグモ除去の効果は本種が大型である春に顕著で，*Metepeira* 除去の効果は本種が大型の夏以降顕著であった．こうしたこと

表1. クモ類の種間競争の存在を検証した野外実験とその結果

著者	種	パラメータ	他種の影響*
Schaefer (1978)	2種のサラグモ科	密度	−
	Linyphia clathrata		
	Floronia bucculenta		
Wise (1981)	2種のコガネグモ科	密度	−
	Mecynogea lemniscata	生存率	−
	Metepeira labyrinthea	産卵数	−
Horton & Wise (1983)	2種のコガネグモ属	造網場所	−
	Argiope aurantia	餌捕獲	−
	A. trifasciata	成長率	−
		生存率	−
Riechert & Cady (1983)	4種のクモ	密度	−
	Achaearanea tepidariorum	造網場所	−
	Hypochilus thorelli	産卵数	−
	Coelotes montanus		
	Araneus cavaticus		
Spiller (1984 a, b)	2種のコガネグモ科	密度	＋
	Metepeira grinnelli	造網場所	＋
	Cyclosa turbinata	餌捕獲	＋
		産卵数	＋
		体長	＋

*処理区と対照区でいずれの種においても有意な差がみられなかった場合はマイナス，少なくとも一方の種に差がみられた場合はプラスとした．

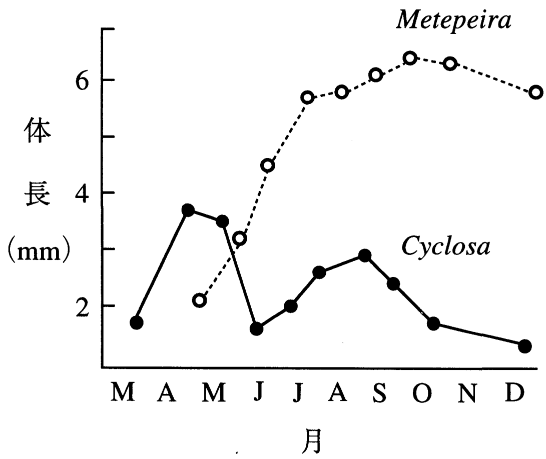

図1. ゴミグモの1種 *Cyclosa turbinata* とコガネグモ科の1種 *Metepeira grinnelli* の体長の季節変化（Spiller, 1984 a を改変）．

から，競争能力の季節による逆転が，2種の共存を可能にしていると考えられる．

それではなぜ，この2種のシステムでのみ明瞭な種間競争が認められたのであろうか？ Spillerは，本調査地ではクモ類の密度が通常より異常に高いことを挙げている．クモ類の主要な天敵であるベッコウバチやジガバチは地面に穴を掘って巣を造るが，沼

の周囲の土壌は非常に硬いために，こうしたハチが生息できない環境である．そのため種間競争が生じるほどクモの密度が高かったのだろうと推測している．

ゴケグモ（*Latrodectus*）とカガリグモ（*Steatoda*）の種間関係

最近日本に侵入したセアカゴケグモやハイイロゴケグモについて，同所性の他の造網性クモとの種間競争が一部で取りざたされている．じつは海外でもよく似た話題が論文になっている．HANN（1990）はニュージーランドに土着のゴケグモの1種 *Latrodectus katipo* が，南アフリカ原産のカガリグモの1種 *Steatoda capensis* によって分布が置き変わっていることを報じている．ここでは彼の結論が正しいかどうかについて検討する．おもな結果は以下の通りである．

1）個体数の変動．2カ所の調査地で2種の個体数の変動を調べているが，*Steatoda* の増加にともなって *Latrodectus* の個体数が劇的に減少したようすはない．むしろ *Latrodectus* の減少が先立っている．

2）個体数操作実験．*Latrodectus* 12匹を *Steatoda* の野外集団中に放したところ，3週間後に9匹定着していたが，*Steatoda* を *Latrodectus* の集団中に24匹放した実験では全てが消失していた．

3）捕食実験．ほぼ同じ体重の2種を1個体ずつ木箱に入れてどちらが相手を殺すか調べた．生き残ったのは，*Latrodectus* が19例で *Steatoda* が9例であった．

4）繁殖力．一卵嚢あたりの卵数は，*Steatoda* のほうが *Latrodectus* より約3倍多かった．また，冬期の繁殖率は *Steatoda* のほうがはるかに高かった．

彼はこうした事実から，次のようなシナリオを考えた．*Latrodectus* が嵐や人為的撹乱によって激減した後に *Steatoda* が侵入した．いったん *Steatoda* が定着すると高い増殖力で個体数を増す．そうなると *Latrodectus* の幼体はもはや侵入できない，というものである．しかし，結果をみての通り，この推論はこじつけでデータとしてほとんど何の根拠も示されていないことが分かる．個体数操作や捕食の実験では，明らかに *Latrodectus* のほうが *Steatoda* より競争的に優れているという証拠しかない．したがって，いかに *Steatoda* の増殖力が高くても，そのすべてが成体であり続けることがない限り（そんなことはあるはずないが），*Latrodectus* が *Steatoda* によって駆逐されるとは考えられないのである．もちろん，別のメカニズムで種の置換が本当におきている可能性は捨てきれないが，この論文にはそう判断する材料が何もないといえる．

種内競争

食物やすみ場所をめぐる個体間の競争は，異種間だけではなく同種の個体間にも生じうる．種内で極端な多型がある場合を除いて，同種個体間のほうが異種個体間よりあらゆる生物的特性が類似しているのがふつうである．そのため，種内競争のほうが種間競争よりも強いとされている．造網性クモ類では一般に種間競争は重要ではないことがわかったが，種内競争についてはどうであろうか．

前に示した HORTON & WISE（1983）のコガネグモを用いた野外実験は，種間競争と

同時に種内競争の有無も検証しようとしたものである．つまり，2）と4）あるいは1）と3）の実験区の間で生活史のパラメータを比較すればよい．その結果，高密度の場合に造網場所が一時的に高くなったり生残率が低くなる場合があることがわかった．しかし，後にWISE（1993）は，これはたまたま高密度区の植生が高かったことや，不適切な統計処理によるアーティファクト（人為的な間違い）がおもな原因であると述べている．したがって，彼は2種のコガネグモでは種内競争の重要性は低いと考えている．

WISEはさらに，サラグモの1種*Neriene radiata*やコガネグモ科の1種*Metepeira labyrinthea*でも同様な実験をおこなっている（WISE 1975, 1983）．*Neriene radiata*では，成体期に餌をめぐる種内競争を検出しているが，これは後に統計処理上のアーティファクトであったとして訂正している（WISE 1993）．また，*Metepeira labyrinthea*では個体間での闘争が何度かみられたが，それによって個体群の密度が調節されることは決してなかった．したがって，彼は自分の調べたいずれの種においても，種内競争は重要ではないと結論している（WISE, 1993）．

筆者もジョロウグモやコクサグモの密度を操作して，高密度区と低密度区で餌捕獲率に違いがみられるか調べたが，いずれの場合も差はみられなかった（宮下，1990; MIYASHITA, 1992a）．一方，コクサグモでは高密度区のほうが見かけの生残率（死亡と移出入を混みにしたもの）が有意に低かった．しかし，もし移入個体数が両区で等しいと考えれば，移出率と死亡率の和が両区で同じでも，見かけの生残率は初期密度が高い場合に低くなるのは当然である．したがって，この結果から造網場所をめぐる競争を示唆するすることはできない．さらに筆者は，密度が約10倍異なる2カ所の調査地で，ジョロウグモを個体識別して生残率（この場合移入は含まない）を調べた（MIYASHITA,

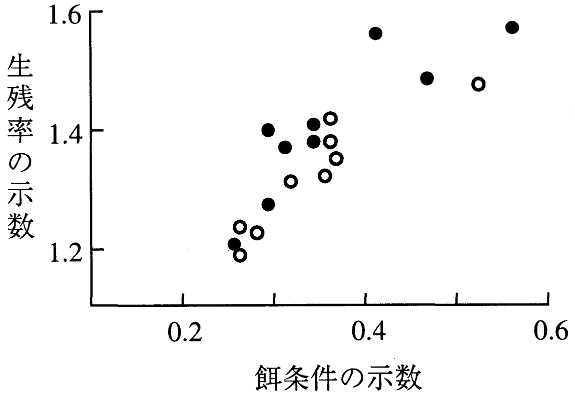

図2. ジョロウグモの高密度個体群（●）と低密度個体群（○）における餌条件の示数と生残率の示数との関係，餌条件の示数は，平均捕食頻度（観察した個体のうちで餌を摂食していた個体の割合）の平方根を逆正弦変換したもので，生存率の示数は，日当たり生残率の平方根を逆正弦変換したもの．それぞれのプロットは，10日を単位とした期間を表す（MIYASHITA, 1992 b を改変）．

1992b)．2カ所の餌条件を共変量(covariate)にして，共分散分析を行ったところ，両調査地で生残率に違いはみられなかった(図2)．これは，密度がある程度高くなっても干渉型競争は重要にはならない，という間接証拠であると思われる．

しかし一方で，種間競争の場合とは異なり，種内競争が重要であると思われる報告が少なくないのも事実である．それはほとんどが干渉型競争においてである．

RIECHERT (1981)は，アメリカ合衆国の半砂漠地帯や草原に広く分布するクサグモの近縁種 *Agelenopsis aperta* において，テリトリー制が個体群密度を強く規定していることを実験により明らかにした．この種は，網の外側のある領域を他個体から防衛することが知られている．彼女はニューメキシコの砂漠の草地で，900m^{2}の範囲内に生息するテリトリーをもった個体44匹のうち36匹を除去して，その後の個体の侵入を調べた．その結果，5日後には半数近いテリトリーが新参者によって占められたが，その多くが餌条件のよいテリトリーであった．また，これらの個体のほとんどが，それまでテリトリーをもてなかった「あぶれ個体(floater)」であることが個体識別により確かめられた．したがって，この種では造網場所をめぐる競争が熾烈で，それが密度を規定していることが明らかになった．本種が生息する半砂漠地帯では，直射日光があたらず，昆虫を誘引する花や動物の糞がある好適な場所がごく限られている．そのため種内競争が強かったと考えられる．

LECLERC and BLANDIN (1991)は，フランス，パリ近郊の広葉樹林の林床にすむヤセサラグモの1種 *Lepthyphantes flavipes* の個体間相互作用を調べた．彼らは直径50mmのプラスチックのリングにクモを造網させ，それらを林床に放置してその後の侵入状況を調べた．その結果，大型のクモを設置した場合は小型個体に乗っ取られることはなかったが，小型のクモの場合は時に大型個体に乗っ取られることがあった．しかし，本種にとって造網可能な場所のうち，実際にクモが造網していたのは10％以下であったので，個体群レベルでは種内競争は重要ではないと結論している．

ま と め

以上のことから，自然状態での造網性クモにおいては，種間競争が重要な場合はごく少ないといえる．これは，種内競争でさえ普遍的ではないことを考えれば，むしろ当然かもしれない．競争があまりみられない直接的な理由は，クモ類の密度が競争が生じるよりも低いレベルに抑えられているからである．クモ類は捕食者であると同時に，他の捕食性昆虫やトカゲ，鳥など数多くの天敵が存在し，また小型であるため気象条件による影響も脊椎動物に比べて受けやすいと思われる．こうしたことが，同じ捕食者でありながら競争が重要視されてきた鳥やトカゲとは大きく異なる点である．また造網性クモの場合，一般に空間に網を張って飛翔昆虫を待ち伏せて捕獲する．この独特の捕獲様式が，採餌による資源枯渇が生じにくいもう一つの理由と思われる(CHARNOV *et al*., 1975)．

しかし，いくつかの例で示したように，競争が重要な場合も稀に存在する．これまで得られた証拠から判断すると，競争をあたまから信じこむのは明らかに間違いであるが，

何らかの理由で高密度で生息しているクモでは，種内競争はもとより種間競争の可能性を考える必要があるだろう．しかし，それらの存在を示すには，単なる観察結果だけでは根拠にならないことを充分認識する必要がある．

謝 辞

草稿に目を通していただいた東京大学の藤田剛氏と，フランス語の文献を訳していただいた筑波大学のカルタン和美氏に御礼申し上げる．

引用文献

BROWN, K. L., 1981. Foraging ecology and niche partitioning in orb-weaving spiders. *Oecologia*, **50**: 380–385.

CHARNOV, E. L., G. H. ORIANS & K. HYATT, 1976. Ecological implications of resource depression. *Amer. Natur.*, **110**: 247–259.

ENDERS, F., 1974. Vertical stratification of orb-web spiders and a consideration of other methods of coexistence. *Ecology*, **55**: 317–328.

HAIRSTON, N. G., F. E. SMITH & L. B. SLOBODKIN, 1960. Community structure, population control, and competition. *Amer. Natur.*, **94**: 421–425.

HANN, S. W., 1990. Evidence for the displacement of an endemic New Zealand spider, *Latrodectus katipo* POWELL by the South African species *Steatoda capensis* HANN (Araneae: Theridiidae). *New Zealand J. Zool.*, **17**: 295–307.

HORTON, C. C. & D. H. WISE, 1983. The experimental analysis of competition between two syntopic species of orb-web spiders (Araneae: Araneidae). *Ecology*, **64**: 929–944.

LECLERC, J., & P. BLANDIN, 1991. L'importance des interactions dans une population de l'araignée *Lepthyphantes flavipes* (BLACKWALL) (Araneida: Linyphiidae). *Can. J. Zool.*, **69**: 2246–2249.

ŁUCZAK, J. 1963. Differences in the structure of web spiders in one type of environment (young pine forest). *Ekol. Pol.*, **11**: 159–221.

宮下 直，1990．コクサグモにおける餌条件と密度の相互関係．東大演報，**83**：1–8.

MIYASHITA, T., 1992a. Food limitation of population density in the orb-web spider, *Nephila clavata*. *Res. Popul. Ecol.*, **34**: 143–153.

—— 1992b. Feeding rate may affect dispersal in the orb-web spider *Nephila clavata*. *Oecologia*, **92**: 339–342.

RIECHERT, S. E., 1981. The consequences of being territorial: spiders, a case study. *Amer. Natur.*, **117**: 871–892.

—— & A. B. CADY, 1983. Patterns of resource use and tests for competitive release in a spider community. *Ecology*, **64**: 899–913.

SCHAEFER, M., 1978. Some experiments on regulation of population density in the spider *Floronia bucculenta* (Araneidae: Linyphiidae). *Sym. zool. Soc. Lond.*, **42**: 203–210.

SPILLER, D. A., 1984a. Competition between two spider species: experimental field study. *Ecology*, **65**: 909–919.

—— 1984b. Seasonal reversal of competitive advantage between two spider species. *Oecologia*, **64**: 322–331.

WISE, D. H. 1975. Food limitation of the spider *Linyphia marginata*: experimental field studies. *Ecology*, **56**: 637–646.

—— 1981. Inter- and intraspecific effects of density manipulations upon females of two orb-weaving spider species (Araneae: Araneidae). *Oecologia*, **41**: 289–300.

—— 1983. Competitive mechanisms in a food-limited species: relative importance of interference and exploitative interactions among labyrinth spiders (Araneae: Araneidae). *Ibid.*, **58**: 1–9.

—— 1993. Spiders in Ecological Webs. 328 pp., Cambridge University Press, Cambridge.